Das Ausschlüpfen des Schmetterlings aus der Puppe.

Von Prof. Dr. phil. et med. L. Kathariner, Freiburg (Schweiz).

Es ist nicht als selten anzusehen, daß wir uns in der Biologie mit der Aufdeckung einer Tatsache, welche von biologischem Nutzen für das betreffende Lebewesen ist, zufrieden geben, ohne nach dem Vorhandensein der erforderlichen chemischen und physikalischen Vorbedingungen zu fragen. In vielen derartigen Fällen genügt uns das Endergebnis eines Geschehens, ohne daß wir wissen, wie es sich abspielte.

Es sei nur erinnert an den längst bekannten zufälligen oder regelmäßigen Ersatz eines außer Tätigkeit gesetzten Giftzahns der Giftschlangen. Wie es aber ermöglicht wird, daß das Sekret der Giftdrüse nicht in die innere Hälfte der Zahntasche eintritt und nutzlos verloren geht und wie es dagegen dem neugebildeten Giftzahn zugeführt wird, blieb bis zur Arbeit des Verfassers[1]) unerforscht. Man begnügt sich mit der Kenntnis des Endergebnisses, ohne danach zu fragen, wie es erreicht wurde. Die Bohrmuscheln (Pholadidae) bohren in Sand- und Kalksteinen. Wohl sehen wir an den eingekritzten Spuren ihrer Tätigkeit, daß der Gang dadurch zustande kam, daß sich die Bohrmuschel um ihre Längsachse drehte, während die bezahnten Schalen fest an die Wand der Bohrröhre im Stein eingedrückt waren. Hier schließt man also aus den Spuren, in welcher Weise dieselben zustande gekommen seien. Wie man sich den Vorgang aber denken soll, wird nicht gesagt. Geradezu als Schulbeispiel dafür, daß man lediglich aus der Form eines Organs, das man zudem nur unbewegt gesehen hat, auf seine Bestimmung für das lebende Tier zurückschließt, obschon alle mechanischen Verhältnisse gegen die Richtigkeit des Schlusses sprechen, bilden die sog. „Saftbohrer" am Vorderende des Schmetterlingsrüssels. Stielförmige Chitinborsten, am Grunde stark verengt, sitzen sie seitlich am Rüssel; das freie, breitere Ende dagegen wird von einem Chitinrand umrahmt, auf dem sich mehrere spitze Zähnchen erheben. Rein morphologisch betrachtet, hat das Gebilde eine auffallende Aehnlichkeit mit einem Zentrumsbohrer oder Trepan. Wenn es genügend hart wäre, vom Rüssel mechanisch unabhängig und vor allem durch eigene Muskeln um seine Längsachse rotierend gedreht werden könnte, stände dieser Deutung nichts entgegen. Die verschiedenen Bedingungen sind aber nicht erfüllt. Nichtsdestoweniger wird den „Saftbohrern" einfach auf ihre Gestalt hin eine entsprechende Tätigkeit vindiziert. In der neuesten Auflage von Brehms Tierleben: Die Vielfüßler, Insekten und Spinnenkerfe 1915 (S. 212) heißt es, daß die Saftbohrer zum Anritzen des Pflanzengewebes und zum Anbohren von süßen Früchten dienten. Das Loch, welches die Schalen einer von der Bohrschnecke angegriffenen Muschel durchsetzt, entspricht in seiner Form der vorausgesetzten Tätigkeit des Rüssels der Bohrschnecke. Die Zunge des Chamäleons wird offenbar mit großer Kraft aus dem Maul heraus geschleudert[2]), und von den Geckonen ist seit Alters her bekannt, daß

---

[1]) Bildung und Ersatz der Giftzähne bei Giftschlangen. Zoologische Jahrbücher, 10. Bd. 1897.

[2]) Die Deutungsversuche für das Herausschleudern der Zunge durch viele berühmte Forscher der früheren Zeit (Gassendus, Peirese, Perrault, Vallieneri, Dumeril, Cuvier, Houston etc.) sind ein verwerfliches

sie, mit dem Rücken nach unten, an der horizontalen Zimmerdecke, allen Gesetzen der Schwerkraft zuwider zu laufen vermögen usw. usw.

Soweit die jeweils gegebene Erklärung des biologischen Vorgangs den physikalischen Gesetzen nicht widerspricht, sondern nur unser Kausalbedürfnis, mangels erschöpfender Kenntnis der Vorbedingungen, nicht vollständig zu befriedigen vermag, könnten wir uns mit ihr einstweilen zufrieden geben; es bleibt erst recht in der Biologie des lebenden Tieres noch eine Menge Fragen dunkel; deren Lösung ist noch deswegen besonders schwierig, weil hierfür das betreffende Tier über uns fehlende Sinnesorgane verfügt, oder die auch uns eigenen Organe die menschlichen an Leistungsfähigkeit weit hinter sich lassen.

Woher ist es z. B. der Gesamtheit des Bienenvolkes so rasch bekannt, wenn es die Königin verloren hat, daß es weisellos ist, und doch bezeugt es alsbald der heulende Klageton, daß alle Individuen den Verlust der einzigen Mutter alsbald erfahren haben. Wer sagt der Biene am Ende des Vorsommers, daß die Honigtracht zu Ende ist, und die Drohnen als unnütze Mitfresser aus dem Stock gejagt werden müssen, was veranlaßt die Königin am Ende des Winters Arbeiterinneneier zu legen, so daß beim Beginn der Tracht junge Sammlerinnen da sind; kurz, was bleibt uns den so zahlreichen Rätseln des Bienenlebens gegenüber vorderhand anderes übrig, als zunächst die Tatsachen zu erkennen und ihre Lösung von der Zukunft zu erhoffen.

Aus dem Gesagten erklärt sich, mit welcher Befriedigung die Lösung einer biologischen Frage begrüßt werden muß, welche eine jedem Naturforscher tatsächlich bekannte Erscheinung betrifft, die wir aber so lange ruhig als Tatsache hinnahmen, bis uns ihre Schwierigkeiten zugleich mit einer befriedigenden Lösung vor Augen gestellt wurden.

Es trifft dies für das Ausschlüpfen der Schmetterlinge aus der Puppenhülle zu; betrachten wir die leere Puppe des Falters, so erkennen wir auf ihrer Innenfläche keine Spur eines vom Tier zum Oeffnen benutzten Werkzeugs, ein solches fehlt dem Falter ja auch gänzlich, und selbst, wenn es da wäre, würde es vor dem Ausschlüpfen noch weich und unbrauchbar sein; es ist hingegen deutlich, daß sich die Puppe den schon vorher sichtbaren Nähten entlang klaffend öffnete; es war also jedenfalls eine Kraft tätig, welche das Puppengehäuse als Ganzes von innen heraus wirkend sprengte. Da eine Massenzunahme des Inhalts ausgeschlossen ist, kann nur ein auf seiner Ausdehnung beruhender Ueberdruck durch Volumenzunahme in Frage kommen, oder eine Abnahme des Außendrucks zugunsten des Binnendrucks, so daß dieser überwiegt. Dies scheint nun der Fall zu sein.

Kein Organismus kann sich dem Wechsel im Atmosphärendruck entziehen. A. Pictet untersuchte, wie sich die wechselnden Schwankungen des Luftdrucks bei Schmetterlingspuppen

Beispiel dafür, wie es nicht gemacht werden darf. Die Zunge sollte durch einen Luftstoß aus der Lunge, durch plötzliche Blutzufuhr, durch einen Nerv, durch ein unbekanntes Fluidum usw. herausgeschleudert werden. Wie aber Verfasser nachwies, ist der ganze Schleuderakt durch die mit der Kontraktion der zahlreichen Muskelfasern des auf dem Zungenbeinstab aufgesteckten Hohlmuskels der Zunge verbundene Verdickung der Fasern verursacht. (Anatomie und Mechanismus der Zunge der Vermilinguen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. 29. Bd., N. F. 22.)

äußern. (Influence de la Pression Atmosphérique sur le développement des lépidoptères par Arnold Pictet. Archives des sciences physiques et naturelles, Tome 44. 1918.

Während einer Reihe von Jahren fand er, daß das Ausschlüpfen der weitaus meisten Puppen mit einem Fallen des Barometers zusammentraf, und daß eine Steigerung des Binnendrucks zur Sprengung der Hülle eine notwendige Voraussetzung für das Ausschlüpfen der verpuppten Tiere bildet. Zahlreiche Versuche zeigten, daß für das Ausschlüpfen des Insekts ein Sinken des äußeren Luftdrucks nötig ist. Schon einige Zeit vor dem Ausschlüpfen der Puppe verrät sich dieses durch gewisse Zeichen: Verschieben der Hinterleibsringe und, namentlich bei den Tagfaltern, ein immer deutlicheres Sichtbarwerden des Flügelmusters, bis schließlich die Puppenhülle platzt. Aeußere Verhältnisse nun können die Puppenruhe abkürzen oder verlängern. Wenn auch die Raupen ganz gleichartig gehalten wurden, schwankt die Zeit des Ausschlüpfens um 1, 2 oder 3 Tage. Seit 1907 bis heute hätte er sowohl Versuche mit einer sehr großen Zahl von Puppen angestellt, als auch die barometrischen Messungen seinen Untersuchungen zugrunde gelegt sind, um zu ermitteln, ob zwischen dem Ausschlüpfen der Puppen und dem Luftdruck ein Zusammenhang bestände. In der Tat wäre dies in sehr ausgesprochener Weise der Fall. Erhöhter Luftdruck während der ganzen Zeit oder in der zweiten Hälfte der Puppenruhe kann diese um $^1/_5$ bis $^1/_{10}$ verlängern; wenn das Tier zu lange zurückgehalten wird, geht es in der Puppe zu Grunde.

Sinkt der Luftdruck, entweder während der ganzen Zeit der Puppenruhe oder gegen das Ende hin, wird das Ausschlüpfen beschleunigt. Versuchsergebnisse und Beobachtungen stimmten überein, so daß der Schluß berechtigt wäre, das Ausschlüpfen werde durch niedrigen Barometerstand veranlaßt. In der Tat wäre es in 91,33 % mit niedrigem Barometerstand zusammengefallen. Wenn man Tag für Tag den Barometerstand kontrollierte, sähe man, daß beim Steigen des Barometers fast nichts oder wenig ausschlüpfte, während bei sinkendem Luftdruck fortgesetzt die Zahl der ausschlüpfenden Puppen wachse, um das Maximum bei ganz tiefem Barometerstand zu erreichen. Ein Sinken um 1 mm Quecksilber hätte genügt, daß alle dazu bereiten Tiere ausschlüpften. Steigender Luftdruck halte den zum Ausschlüpfen bereiten Falter 2, 3 und bis 4 Tage in der Puppe zurück, bis das Barometer wieder fälll. Daraus erklärt sich die befremdliche Erscheinung, daß man bisweilen einen zum Ausschlüpfen fertigen Falter in der Puppe tot findet. Wenn man Puppen aus dem Tiefland ins Gebirge bringt, bewirkt der sinkende Luftdruck das Ausschlüpfen von vielen; umgekehrt werden die Falter beim Herabsteigen durch den steigenden Luftdruck in der Puppe zurückgehalten. Um den Mechanismus des Vorgangs aufzuklären, brachte P. eine Anzahl zum Ausschlüpfen reifer Puppen in seinen Apparat „Dispositiv". Eine brüske Herabsetzung des Luftdrucks um 7—10 mm Quecksilber brachte die Puppenhülle zum Platzen und die Schmetterlinge schlüpften aus; andere wieder wurden umgekehrt unter erhöhten Luftdruck gebracht; $^1/_3$ davon schlüpfte in normaler Zeit aus, bei $^2/_3$ wieder starb das Tier in der Puppe, trotz aller Anstrengungen heraus zu kommen. Daraus folge, daß Tiere mit Verpuppung ohne Hinzukommen einer äußeren Kraft nicht existenzfähig waren. Anfangs halten sich der Binnendruck

in der Puppe und der äußere Luftdruck das Gleichgewicht; bei entsprechend tiefem Barometerstand sprengt ersterer die Puppenhülle. Im Prinzip hätten wir dieselbe Erscheinung beim Menschen, wenn das Blut aus Nase, Ohr etc. beim Aufstieg in große Höhen heraustritt. Es bliebe noch zu erklären übrig, wie es käme, daß 8,68 % ausschlüpften, ohne daß die sonst allgemein notwendige Vorbedingung erfüllt ist. Die gleiche Rolle, wie steigender atmosphärischer Binnendruck, könnte die Volumnenzunahme der Körperflüssigkeit bei Erhöhung der Temperatur spielen. In der Tat wäre dieselbe in allen Fällen gesteigert gewesen, wo das Ausschlüpfen bei hohem Luftdruck eintrat.

Jedenfalls wäre für das Ausschlüpfen ein, wenn auch noch so unbedeutendes, Sinken des Luftdrucks eine notwendige Vorbedingung.

Derselbe Forscher untersuchte weiterhin die Widerstandsfähigkeit verschiedener Schmetterlingsarten im Raupen-, Puppen- und Imagostadium gegen Druck, Asphyxie und Kälte. (Résistance des lépidoptères à la compression, à l'asphyxie et au froid par A. Pictet. Ebenda T. 44.)

Als Versuchstiere dienten von Tagfaltern: Kleiner Fuchs, Tagpfauenauge und Segelfalter.

I. Gegen Drücken. Während diese als Imagines, zwischen den Fingern gedrückt, rasch sterben, hält die Raupe noch kurz vor der Verpuppung viel länger aus, obschon die Brust und die 3 ersten Bauchganglien sowie die dorsalen Längsgefäße erfaßt sind.

II. Gegen Ersticken durch Blausäure. Dickleibige, wollige Schmetterlinge, wie Schwärmer, Spinner und Eulen werden bekanntlich nicht durch Zusammendrücken getötet, vielmehr in einem Glas mit Blausäure oder mit Chloroform oder Schwefeläthergas erstickt. Die Tagfalter (Fuchs und Weißlinge) brauchten 3 Minuten, Eulen (Kohleule) 4 Minuten, sowie Eichen- und Fichtenspinner 5 Minuten als Imagines; die Raupen derselben Arten dagegen 7—50 Minuten. Die Raupen erholten sich ohne irgend einen Nachteil für ihre Metamorphose.

Für die Raupen von *Dendrolimus pini* gelten folgende Zahlen:

Größe der Raupe mm	Verweilen im Blausäureglas Minuten	Dauer des Scheintodes Stunden	Bis zum Wiederaufleben Stunden
20	7	1	5
40	10	—	1
32	12	3	7
45	15	5	7
28	20	24	30
45	20	5	8
30	30	24	35
75	30	24	30
55	30	24	30
35	30	24	30
55	50	26	33

Es ist schwer, genaue Angaben über den Zeitpunkt des Wiederauflebens zu machen, da Beobachtungen für die Nachtzeit fehlen

als Maßstab diente immerhin die Zeit, welche zum Töten des Falters nötig ist, und, wie man sieht, widersteht die Raupe viel länger.

III. Eintauchen in Wasser. Wenn der Falter in Wasser getaucht wird, stirbt er sehr rasch; die Raupe derselben Art dagegen bleibt viel länger am Leben (10—26 Stunden). Schließlich sind die Ringe stark aufgetrieben und der Körper ist prall gefüllt. Herausgenommen erholt sich die Raupe in der Luft. Wieder nach 7—20 Stunden; ihre Verwandlung leidet durch das Eintauchen keinerlei Schaden. Die Versuche wurden vorgenommen mit: kleiner Fuchs, Tagpfauenauge, Eichenspinner und verschiedenen Eulenarten.

IV. Ersticken durch Aether- und Chloroformdampf. Verglichen wurden die Imagines und die Puppen; 3—4 Tropfen Aether oder Chloroform in einem Glas von 8 cm Durchmesser und 18 cm Höhe waren die Falter bald tot. Frischverwandelte Puppen werden rasch unempfindlich, wenn man sie mit der Pinzette an den Brustringen faßt, während sie sonst mit den Hinterleibsringen um sich schlagen. Der Tod mit Steifheit und völliger Unbeweglichkeit tritt nach verschieden langer Zeit ein.

Tabellarische Zusammenstellung der Versuchsergebnisse.

Art	Versuchsdauer	Wiederaufleben nach Stunden
Kleiner Fuchs und Tagpfauenauge	2—18 Stunden pro Tag	3—30 Stunden
Rüben- und Kohlweißling	1 Tag	ungefähr 8 Stunden
	2 Tage	„ 15 „
	5 „	„ 17 „
	6 „	„ 24 „
Zickzackeule	bis 7 „	einige Stunden
Kohleule	„ 3 „	„ „
Ringelspinner	1 Stunde per Tag während 4 Tagen	jedesmal 1/2 Stunde
Baumweißling	8 Stunden	ungefähr 12 Stunden
Totenkopf	24 „	„ 20 „

Die Falter aus solchen Puppen sind in der Färbung stark verändert.

V. Kälte. Wie man weiß, vertragen die Insekten Temperaturen bis 20° und weniger, und halten während der Ueberwinterung sehr lange eine niedere Temperatur aus. Es wurden auf ihre Widerstandsfähigkeit gegen Kälte besonders bereits im Herbst ausgeschlüpfte Stücke solcher Schmetterlingsarten untersucht, die im Sommer fliegen und tiefen Temperaturen nie unterworfen sind im Gegensatz zu ihren Raupen, welche überwintern und bis — 20° längere Zeit ertragen können. Es ergaben sich folgende Resultate:

Serie	Art	Temperatur	Durchschnittl. Lebensdauer (in Tagen)
1	*Dendrolimus pini* ♂	16—18°	15
2	„ „ ♂	16—20°	9
3	„ „ ♀	16—20°	15
4	„ „ ♂	— 2 bis — 15°	42
5	„ „ ♂	— 4 „ + 15°	31
6	„ „ ♂	— 4 „ + 18°	27
7	„ „ ♂	0 „ + 22°	17
8	„ „ ♀	— 2 „ + 16°	27
9	„ „ ♀	— 4 „ + 18°	40
10	„ „ ♀	0 „ + 22°	25
1	Buchenspinner ♀	18 „ + 25°	7
2	„ ♀	16—18°	17
3	„ ♀	3 - 20°	16
4	„ ♀	1—17°	27
5	„ ♀	— 2 bis + 17°	37
6	„ ♀	— 4 „ + 16°	51
1	Schwammspinner ♀	15°	15
1	Stachelbeerspanner ♀	— 4 „ + 15°	12

Gewöhnlich fliegen die Versuchsschmetterlinge im Juli und August bei + 20° und darüber und leben gewöhnlich 10 Tage. Die Kälte bewirkt also ein längeres Leben durch eine Verlangsamung der Lebensvorgänge und einen geringeren Verbrauch an Energie; die Verlängerung steht in Beziehung zur Temperaturherabsetzung.

VI. Widerstandsfähigkeit der Raupe gegen das Hungern. Wenn den Raupen das Futter vor der letzten Häutung entzogen wird, verpuppen sie sich; jüngere Raupen dagegen erliegen. Blumenbesuchende Schmetterlinge halten nur 6—8 Tage aus. Untersucht wurden: Schwalbenschwanz, Rüben- und Kohlweißling, Baumweißling, Tagpfauenauge, Kleiner und großer Fuchs, Admiral, Schwammspinner, Nonne, Goldafter und Ringelspinner.

Aus den Versuchen ergibt sich, daß die Raupen und Puppen viel mehr aushalten können als die Falter. Aus einer Kurve war ersichtlich, daß die Widerstandsfähigkeit mit dem Alter der und der Puppe wächst, um mit dem Ausschlüpfen des Falters abzusinken. Es sei bemerkt, daß in einigen Fällen die Raupe und die Puppe die Versuche kurz vor dem Ende der Entwicklung überstanden hat; der Schmetterling dagegen ging zu Grunde. Es entspricht dies ganz dem Umstand, daß das Raupenstadium gewöhnlich am längsten dauert und die Lage also mehr gefährdet ist. Man könnte die größere Widerstandsfähigkeit aus der Fähigkeit erklären, die Stigmenöffnungen zu verschließen und aus der größeren Dicke der Chitinschicht. Man könnte auch daran denken, daß mehr Lebensenergie in der beiden Larven besonders dicken Fettschicht aufgespeichert ist, und dies der Puppe mehr Widerstandskraft sichert. Man muß aber auch bedenken, daß der physiologische Zustand der Larve ein ganz anderer ist als jener des fertigen Insekts. Wie dem auch sei, die Chloroform- und Aetherdämpfe wirkten auf das Blut der Puppen ein wie die Farbenabänderungen des Falters zeigten. Was das Eintauchen in Wasser anbelange, so dringe dieses in die Gewebe der Raupe ein, welche praller würden.